Bull. Ecol., 1973, t. IV, 4, p. 319-327.

APPLICATION DE L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES A L'ÉTUDE DES VARIATIONS ANNUELLES DANS LES POPULATIONS DE MICROARTHROPODES

par Jean-François PONGE

Laboratoire d'Ecologie générale du Museum d'Histoire Naturelle de Paris, 4, avenue du Petit-Chateau, 91800 Brunoy

RÉSUMÉ

L'analyse factorielle a été utilisée pour étudier l'évolution des biocénoses des Collemboles et des Acariens au cours d'une année. Les Symphypléones (Collemboles) et les Gamasides (Acariens) montrent des remplacements d'espèces, une population printano-estivale succédant à une population automno-hivernale. La distribution verticale a été également étudiée.

SUMMARY

Factorial analysis was utilized in order to study evolution of the Gollembolan and Acarian biocenosis along one year. Symphypleons (Callembolas) and Gamasids (Acarians) show substitutions of species, a first population during Autumn and Winter and a second one during Spring and Summer. Vertical distribution was also studied.

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de la R.C.P. 40. Elle porte sur cinq groupes d'animaux : les Acariens Gamasides (déterminés par Mme ATHIAS-HENRIOT), les Collemboles Isotomides (déterminés par Mme POINSOT), Poduromorphes (déterminés par MASSOUD et THIBAUD), Symphypléones et Néélipléones (déterminés par BETSCH). Le protocole d'échantillonnage a été établi par VANNIER et CANCELA DA FONSECA (1966).

I. PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE

Les caractéristiques techniques des méthodes d'échantillonnage et d'extraction utilisées ainsi que l'étude pédologique, floristique et climatique des stations étudiées figurent dans des publications précédentes (BAUZON, 1967; VANNIER, 1970; BACHELIER et COMBEAU, 1971). Deux stations ont été étudiées. L'une, située dans le parc du laboratoire (station C), est un groupement quelque peu artificiel mais assimilable aux chênaies-charmaies, sur un sol brun calcaire dont le pH des horizons supérieurs (0-10 cm) est de 7,4 (VANNIER, 1970). La strate herbacée est constituée par un tapis de lierre (*Hedera helix*) persistant toute l'année, surmonté par un tapis de mercuriales (*Mercurialis perennis*) approximativement de mars-avril à octobre. Les échantillons ont été prélevés à 4 niveaux différents : dans la strate herbacée, à la

surface du sol (— 1 + 1 cm : remarquons, à ce propos, que la litière est pratiquement inexistante, la décomposition des feuilles tombées étant extrêmement rapide), aux niveaux 0 — 5 cm et — 10 — 15 cm. Six séries de prélèvements (chacune se subdivisant en 4 niveaux) ont été réalisées une fois par mois, de septembre 1964 à septembre 1965, 3 pendant la nuit (0 h), 3 pendant le jour (12 h), ceci afin de mettre en évidence d'éventuelles variations journalières.

L'autre station est située en forêt de Sénart, non loin du laboratoire, dans une chênaie sessiliflore sur un sol lessivé podzolique dont le pH des horizons supérieurs est de 3,7 (VANNIER, 1970). Les échantillons ont été prélevés dans la litière (ici très abondante et persistant plusieurs années) et dans deux niveaux sous-jacents (0 — 5cm et — 5 — 10 cm), soit 3 niveaux. La fréquence des prélèvements a été la même que pour la station précédente : 6 séries de prélèvements un jour par mois, de mars 1966 à mai 1967.

II. MÉTHODE STATISTIQUE UTILISÉE : L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

L'analyse factorielle des correspondances (CORDIER, 1965) est maintenant largement utilisée en écologie. Elle permet, comme les autres méthodes d'analyse factorielle, de traiter des tableaux à double entrée croisant deux ensembles (ici on croise un ensemble d'espèces animales et un ensemble d'échantillons). L'analyse des correspondances a été spécialement étudiée pour le traitement des données de numérotation car la mesure de distance utilisée (entre prélèvements ou entre espèces) est basée sur les probabilités de présence. On compare, non pas les densités de population des différentes espèces, mais les profils de ces espèces à travers l'ensemble des échantillons.

Le but des analyses factorielles est d'obtenir un modèle géométrique le plus représentatif possible des données dans un espace ayant le moins grand nombre de dimensions possible. Pour cela, on part d'une représentation géométrique des données initiales (les n espèces représentées par rapport aux p prélèvements : chaque prélèvement constituant un axe, on obtient un nuage de n points-espèces dans un espace à p dimensions; de même on peut construire un nuage de p points-prélèvements dans un espace à n dimensions). La connaissance de ce nuage de points peut nous être donnée par les seules distances entre les points pris deux à deux (de même que l'on peut connaître un objet réel uniquement à l'aide de ses dimensions, sans avoir besoin des coordonnées de chacun de ses points). C'est la mesure de cette distance (qui permet de pondérer les espèces, en donnant un poids plus grand par exemple aux espèces moins abondantes) qui varie d'une méthode à l'autre : cette distance n'est qu'un coefficient de similarité ou de corrélation, mais ses propriétés sont très importantes en ce qui concerne le résultat final.

Ce nuage de points ne peut être représenté qu'avec un grand nombre de dimensions. On va donc rechercher un système de référence plus simple et attaché au nuage de points. On commence donc par déterminer le centre de gravité du nuage, puis l'axe principal d'allongement du nuage (axe I), puis un axe perpendiculaire au précédent (axe 2) qui forme un plan ajustant au mieux le nuage (plan des axes 1 et 2), etc... On démontre que ces axes factoriels peuvent être obtenus à partir des valeurs propres et des vecteurs propres de la matrice des distances. Le même calcul peut être effectué à partir du nuage de points représentant les prélèvements. Dans le type d'analyse utilisé ici, il existe une correspondance simple entre les axes factoriels extraits de ces deux nuages de points, ce qui permet, d'une part, de n'effectuer qu'une seule diagonalisation de matrice (recherche des valeurs et vecteurs propres) et d'autre part, d'avoir une représentation géométrique simultanée des espèces et des prélèvements, un point-espèce étant d'autant plus proche d'un point-prélèvement que cette espèce caractérise ce prélèvement. On associe donc automatiquement une ou plusieurs espèces à un type de milieu ou d'habitat ou à une période de l'année.

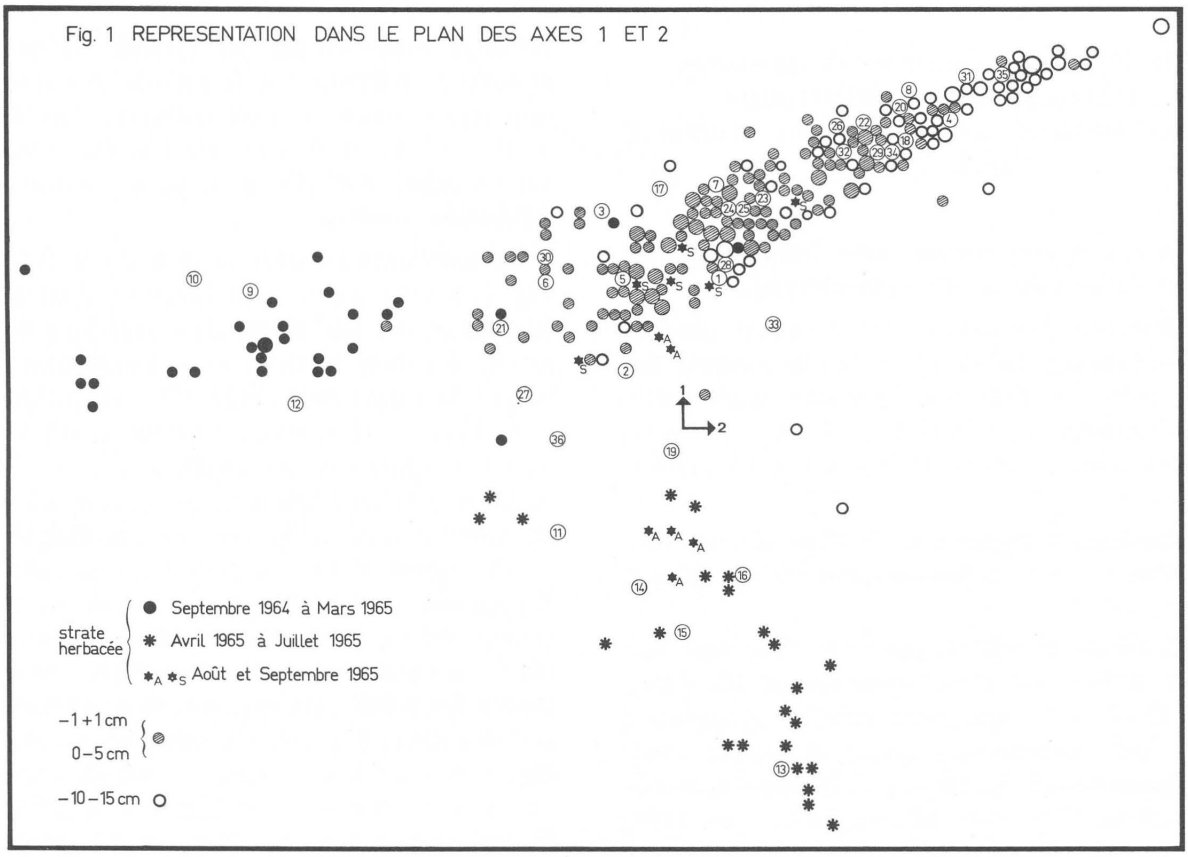

FIGURE 1

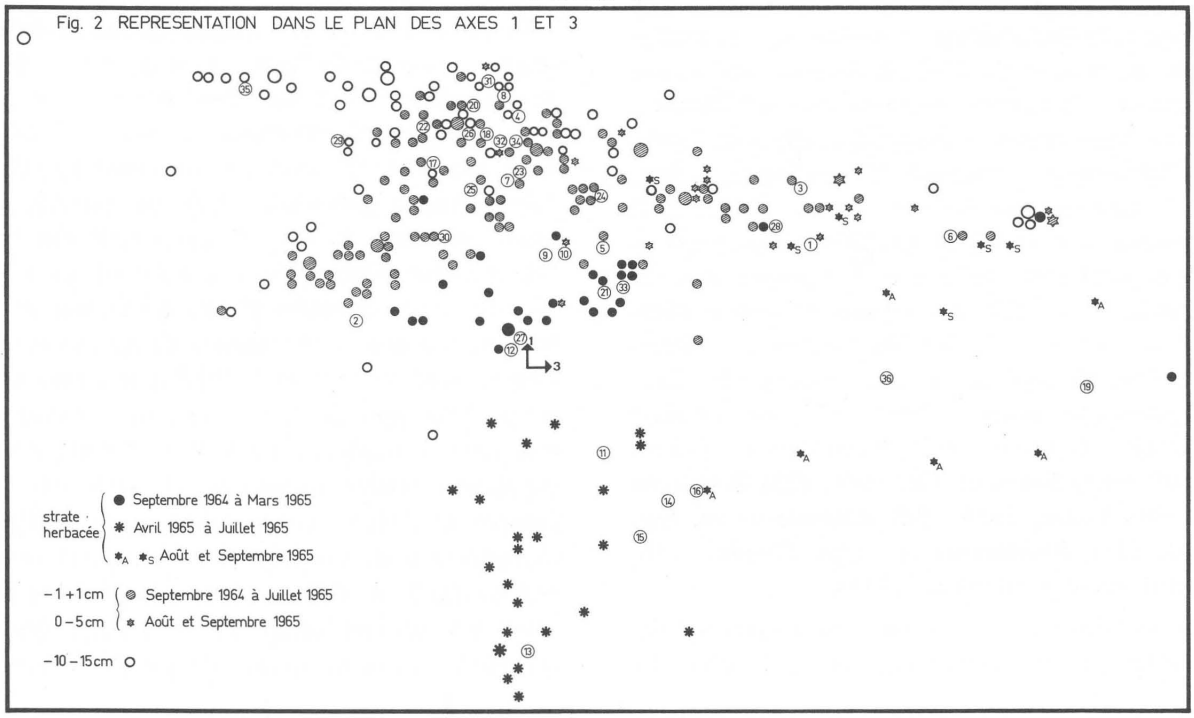

FIGURE 2

III. Etude des collemboles isotomides neelipleones et symphypleones et des acariens gamasides de la station C (figures 1 et 2) :

Liste des espèces retenues dans l'analyse (espèces présentes dans plus de dix prélèvements) :

Collemboles Isotomides : (1) *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), (2) *Folsomia penicula* Bagnall, 1939, (3) *Folsomides parvulus* Stach, 1922, (4) *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896), (5) *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, (6) *Isotoma viridis* Bourlet, 1839.

Collemboles Neelipleones : (7) *Megalothorax minimus* Willem, 1900, (8) *Megalothorax incertus* Börner, 1903.

Collemboles Symphypléones : (9) *Ptenothrix atra* (Linné, 1758), (10) *Dicyrtomina minuta* (O. Fabricius, 1783), (11) *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer, 1898), (12) *Sminthurinus aureus* (Lubbock, 1862) var. *signata* Krausberg, 1898, (13) *Deuterosminthurus flavus* Gisin, 1946, (14) *Allacma gallica* Carl, 1899, (15) *Allacma fusca* (Linné, 1758), (16) *Allacma fusca* var. *pustulata* Krausbauer, 1902. Acariens Gamasides : (17) *Pachylaelaps sp.* section A, (18) *Pachylaelaps sp.* section C, (19) *Amblyseius finlandicus* (Oudemans, 1915), (20) *Prozercon trägardhi* Halbert, 1923, (21) *Pergamasus crassipes* (L.) (Berlese, 1906), (22) *Pergamasus nathismus* Bhattacharyya, 1963, (23) *Pergamasus paulonimius* Athias, 1967, (24) *Pergamasus crinitus* Willmann, 1939, (25) *Pergamasus diversus* Halbert, 1915, (26) *Pergamasus suecicus* (Trägardh, 1936), (27) *Pergamasus femoratus* Bhattacharyya, 1963, (28) *Veigaia nemorensis* (Koch, 1839), (29) *Veigaia sp.* (groupe *Exigua*), (30) *Leitneria granulata* (Halbert, 1923), (31) *Gaelolaelaps sp.* (groupe *Aculeifer*), (32) *Pseudolaelaps doderoi* (Berlese) sensu Evans et Till, 1966, (33) *Berlesiana denticulata* Evans, 1954, (34) *Rhodacarus sp.* type *Roseus,* (35) *Rhodacarus sp.* type *Simplex,* (36) *Leioseius bicolor* (Berlese, 1918).

Sur les figures 1 et 2 les points-espèces sont représentés par le numéro qui codifie l'espèce, les points-prélèvements par un symbole indiquant le niveau du prélèvement et la période de l'année correspondante (pour la strate herbacée). Les niveaux — 1 + 1 cm et 0 — 5 cm ont été représentés par un même symbole car ils ne présentent pas de différences notables.

La représentation dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 1) montre que la strate herbacée et les niveaux édaphiques ont une composition spécifique très différente. La strate herbacée est essentiellement l'habitat des Symphypléones (codes (9) à (16)). Les Néélipléones (7) (*Mégalothorax minimus* et (8) *Megalothorax incertus*) sont strictement édaphiques. Les espèces les plus caractéristiques du sol sont celles dont les points représentatifs sont les plus éloignés vers le coin supérieur droit de la figure, c'est-à-dire (35) *Rhodacarus sp.* type *Simplex,* (31) *Gaelolaelaps sp.* (groupe *Aculeifer*) et (4) *Isotomiella minor,* les autres l'étant de moins en moins à mesure que l'on se rapproche des points représentant la strate herbacée. Un certain nombre d'espèces n'appartenant pas aux Symphypléones semblent cependant vivre de préférence dans la strate herbacée : il s'agit de (19) *Amblyseius finlandicus,* (36) *Leioseius bicolor* et (27) *Pergamasus femoratus.*

Deux populations de Symphypléones semblent se succéder au cours de l'année dans la strate herbacée : de septembre 1964 à mars 1965 une première population composée de (9) *Ptenothrix atra,* (10) *Dicyrtomina minuta* et (12) *Sminthurinus aureus* var. *signata,* d'avril 1965 à juillet-août 1965 une seconde population composée de (13) *Deuterosminthurus flavus,* (14) *Allacma gallica,* (15) *Allacma fusca,* (16) *Allacma fusca* var. *pustulata* et (II) *Sphaeridia pumilis.* Remarquons que ce changement de composition spécifique entre mars et avril 1965 correspond à l'apparition du tapis de mercuriales, dans lequel viennent donc s'installer d'autres espèces. Cette seconde population semble disparaître en septembre 1965 puisque les points correspondant à ces espèces ne sont plus associés aux points-prélèvements de ce mois. Notons qu'elle ne fait pas place à la première population comme l'on aurait pu s'y attendre (malheureusement l'échantillonnage n'a pu être poursuivi).

Quelques points représentatifs de la strate herbacée sont mal placés, c'est-à-dire situés parmi les points représentant le sol. Ils correspondent pour la plupart aux relevés du mois d'août 1965 (2 sur 6) et surtout du mois de septembre 1965 (6 sur 6). L'examen de la représentation dans le plan des axes 1 et 3 (fig. 2) permet d'expliquer cette situation. Les points correspondant aux mois d'août et septembre 1965 sont, pour la plupart, éloignés du côté des valeurs positives de l'axe 3, qu'il s'agisse de la strate herbacée ou des niveaux — 1 + 1 cm et 0 — 5cm. Uu certain nombre d'espèces caractérisent donc ces deux mois : il s'agit de (19) *Amblyseius finlandicus*, (6) *Isotoma viridis* et (36) *Leioseius bicolor*.

En résumé, on peut donc mettre en évidence une différence de composition spécifique entre la strate herbacée et les niveaux édaphiques, une succession de deux populations de Symphypléones épigés au cours de l'année, les mois d'août et surtout de septembre 1965 ayant une composition particulière, à cause de l'installation d'espèces apparaissant seulement à ce moment. Il n'est pas possible de mettre en évidence des différences entre le jour et la nuit : il faut donc estimer, jusqu'à plus ample information, qu'elles n'existent pas (au point de vue de la composition spécifique).

IV. Etude des collemboles isotomides et poduromorphes et des acariens gamasides de la foret de senart :

Liste des espèces retenues dans les analyses (espèces présentes dans plus de dix prélèvements :

Collemboles Isotomides : (1) *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), (2) *Folsomia penicula* Bagnall, 1939, (3) *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896), (4) *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, (5) *Proisotoma minima* (Absolon, 1901).

Collemboles Poduromorphes : (6) *Neanura muscorum* (Templeton, 1835), (7) *Tullbergia krausbaueri* (Börner, 1901), (8) *Tullbergia callipygos* Börner, 1902, (9) *Xenylla tullbergi* Börner, 1903.

Acariens Gamasides : (10) *Epicrius canestrinii* (Haller, 1881), (11) *Holoparasitus sp.* (groupe *Pollicipatus*), (12) *Veigaia nemorensis* (Koch, 1839), (13) *Veigaia serrata* Willmann, 1935, (14) *Pergamasus crassipes* (L.) (Berlese, 1906), (15) *Pergamasus norvegicus* (Berlese, 1906), (16) *Pergamasus lapponicus* (Trägardh, 1910), (17) *Pergamasus jugincola* Athias, 1967, (18) *Pergamasus cambriensis* Bhattacharyya, 1963, (19) *Pachylaelaps longisetis* Halbert, 1915, (20) *Rhodacarus sp.* type *Roseus*, (21) *Rhodacarus sp.* type *Simplex*, (22) *Macrholaspis opacus* (Koch, 1839), (23) *Neojordensia berlesei* (Oudemans, 1938), (24) *Asca aphidioides* (Linné, 1758), (25) *Leioseius bicolor* (Berlese, 1918), (26) *Leioseius brevipilis* Bernhard, 1963.

A. *Etude des Collemboles et des Acariens Gamasides* (fig. 3 et 4) :

1) *Première analyse :*

La représentation dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 3) permet de mettre en évidence une différence de composition spécifique entre la litière et le sol proprement dit (horizons A_0 et A_1-A_2) :

Espèces de litière : (1) *Folsomia quadrioculata*, (2) *Folsomia penicula*, (4) *Isotoma notabilis*, (5) *Proisotoma minima*, (9) *Xenylla tullbergi*, (10) *Epicrius canestrinii*, (11) *Holoparasitus sp.* (groupe *Pollicipatus*), (12) *Veigaia nemorensis*, (14) *Pergamasus crassipes*, (15) *Pergamasus norvegicus*, (16) *Pergamasus lapponicus*, (23) *Neojordensia berlesei*, (24) *Asca aphidioides*, (25) *Leioseius bicolor*, (26) *Leioseius brevipilis*.

Espèces de profondeur : (2) *Folsomia penicula*, (2) *Isotomiella minor*, (7) *Tullbergia krausbaueri*, (8) *Tullbergia callipygos*, (13) *Veigaia serrata*, (17) *Pergamasus jugincola*, (18) *Pergamasus cambriensis*, (19) *Pachylaelaps longisetis*, (20) *Rhodacarus sp.* type *Roseus*, (21) *Rhodacarus sp.* type *Simplex*.

(6) *Neanura muscorum* et (22) *Macrholaspis opacus* sont intermédiaires entre ces deux catégories. (2) *Folsomia penicula* figure dans les deux listes : cette espèce est en effet aussi abondante dans le sol que

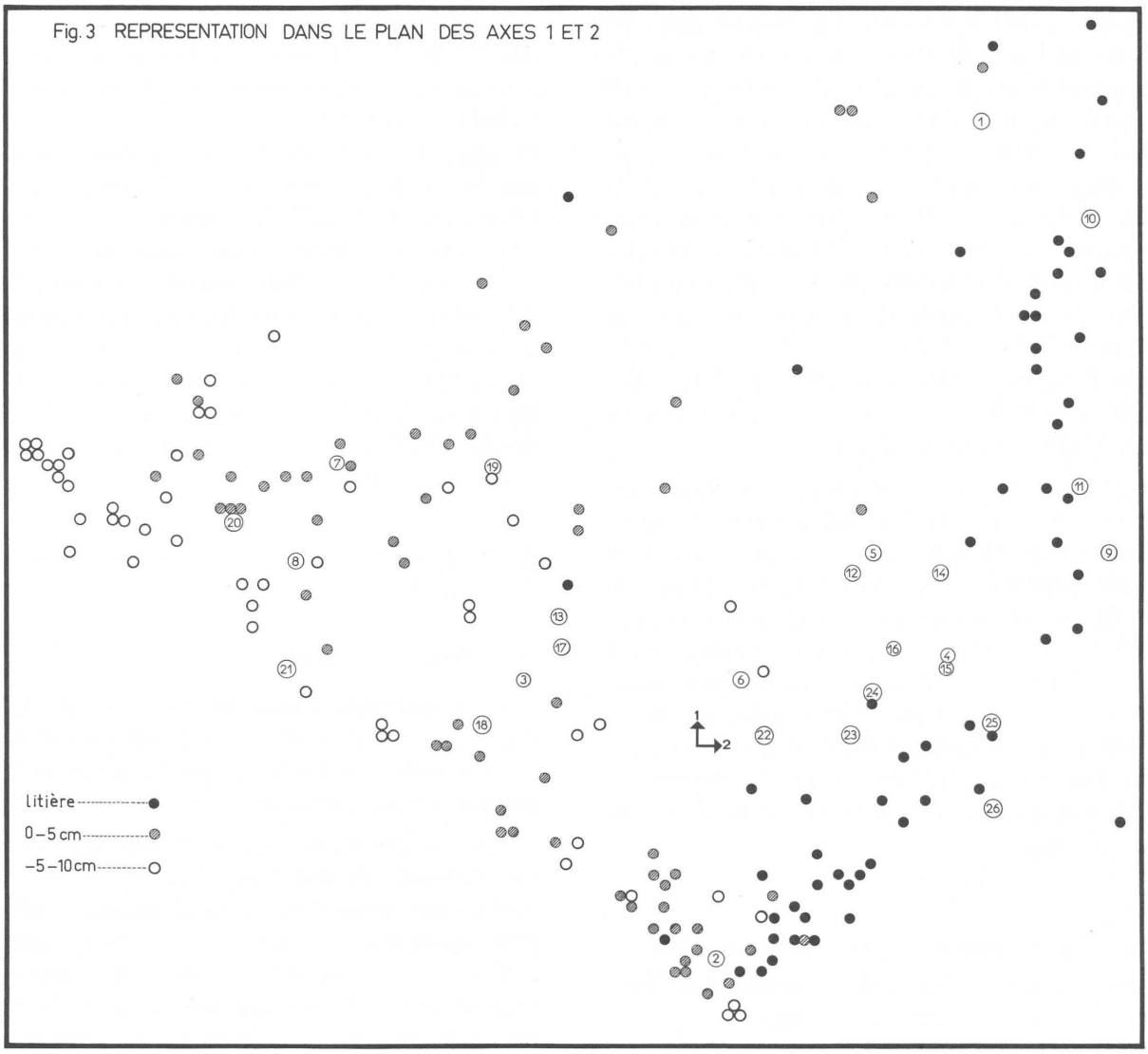

FIGURE 3

dans la litière. (1) *Folsomia quadrioculata* se trouve aussi dans le sol mais moins fréquemment.

Cette analyse met également en évidence un phénomène de ségrégation entre (1) *Folsomia quadrioculata* et (2) *Folsomia penicula* dans la litière. On peut observer sur la figure 3 que ces deux espèces forment les deux pôles du nuage de points correspondant à la litière (ce dernier n'est qu'un mince cordon tendu entre ces pôles, les points se regroupant surtout d'un côté ou de l'autre). Comme ces deux espèces sont seules en cause dans cette ségrégation (les autres espèces sont, pour la plupart, rassemblées au milieu (*)), qu'elles sont très proches au point de

(10) *Epicrius canestrinii* est proche de (1) *Folsomia quadrioculata* mais elle est peu fréquente (elle est présente seulement dans dix prélèvements de litière), par conséquent sa position est trop sujette aux fluctuations d'échantillonnage pour que l'on en puisse tirer des conclusions.

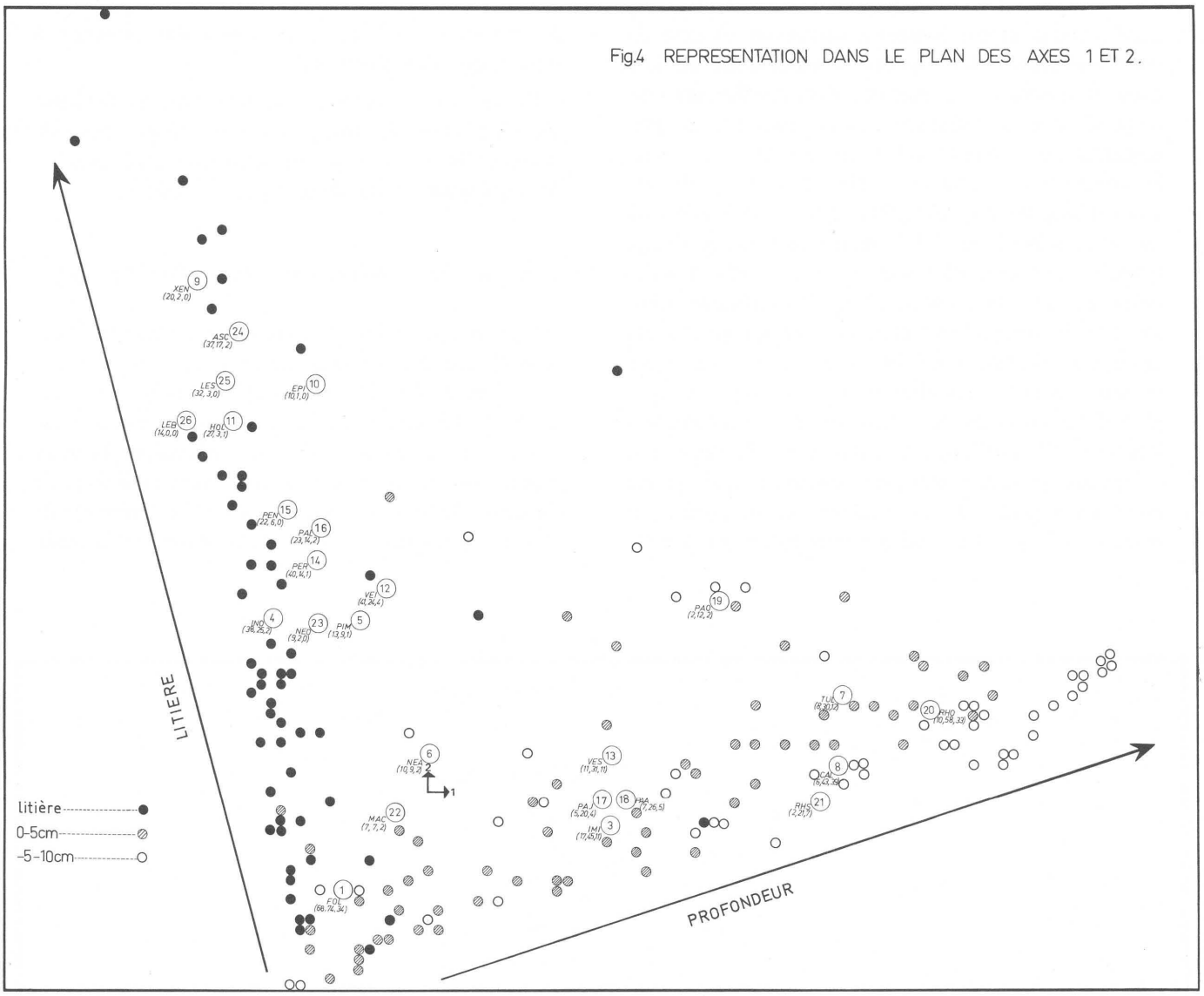

FIGURE 4

vue systématique et écologique, et en nombre assez important dans tous les prélèvements, il est fort possible que cette ségrégation soit due à une compétition. Il serait intéressant, pour étudier ce phénomène par la suite, de cartographier la répartition des populations de ces deux espèces sur le terrain à un moment donné de l'année, et, d'autre part, d'observer leur comportement en élevage.

2) *Seconde analyse.*

Dans cette analyse, *Folsomia quadrioculata* et *Folsomia penicula* ont été réunies en une seule catégorie, (1) *Folsomia,* afin de mettre en évidence les gradients de préférence pour les espèces de litière et de profondeur. Le nuage présente maintenant deux branches, l'une pour la litière, l'autre pour la profondeur, (1) *Folsomia* étant à leur intersection, avec (22) *Macrho-*

laspis opacus et (6) *Neanura muscorum*. A côté du code numérique des espèces et en-dessous de leur code alphabétique se trouvent trois coefficients correspondant à la fréquence absolue (nombre de prélèvements où l'espèce est présente) dans la litière, le niveau 0 — 5 cm et le niveau — 5 — 10 cm. Les espèces les plus caractéristiques d'un habitat ou de l'autre sont situées à l'extrémité de l'une ou l'autre branche, par exemple pour la litière : (9) *Xenylla tullbergi*, (24) *Asca aphidioides*, (25) *Leioseius bicolor*, (26) *Leioseius brevipilis*, (11) *Holoparasitus sp.* (groupe *Pollicipatus*) et (10) *Epicrius canestrinii*, pour la profondeur : (20) *Rhodacarus sp.* type *Roseus*, (21) *Rhodacarus sp.* type *Simplex*, (19) *Pachylaelaps longisetis*, (7) *Tullbergia krausbaueri* et (8) *Tullbergia callipygos*. Il faut remarquer cependant que, même pour les espèces de profondeur, la fréquence au niveau — 5 — 10 cm est toujours inférieure à celle du niveau 0 — 5 cm (raréfaction des animaux à mesure que l'on s'enfonce).

En résumé, il est possible de mettre en évidence une différence de composition spécifique entre la litière et le sol sous-jacent ainsi qu'un phénomène de ségrégation entre deux espèces voisines.

B. *Etude des Acariens Gamasides seuls* (fig. 5) :

Une analyse partielle a été effectuée sur les Acariens Gamasides. La représentation dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 5) permet de mettre en évidence, outre les différences de composition spécifique entre la litière et la profondeur, une succession de deux populations au cours de l'année, dans la litière : la première, de mars 1966 à août 1966 est composée de (23) *Neojordensia berlesei*, (24) *Asca aphidioides*,

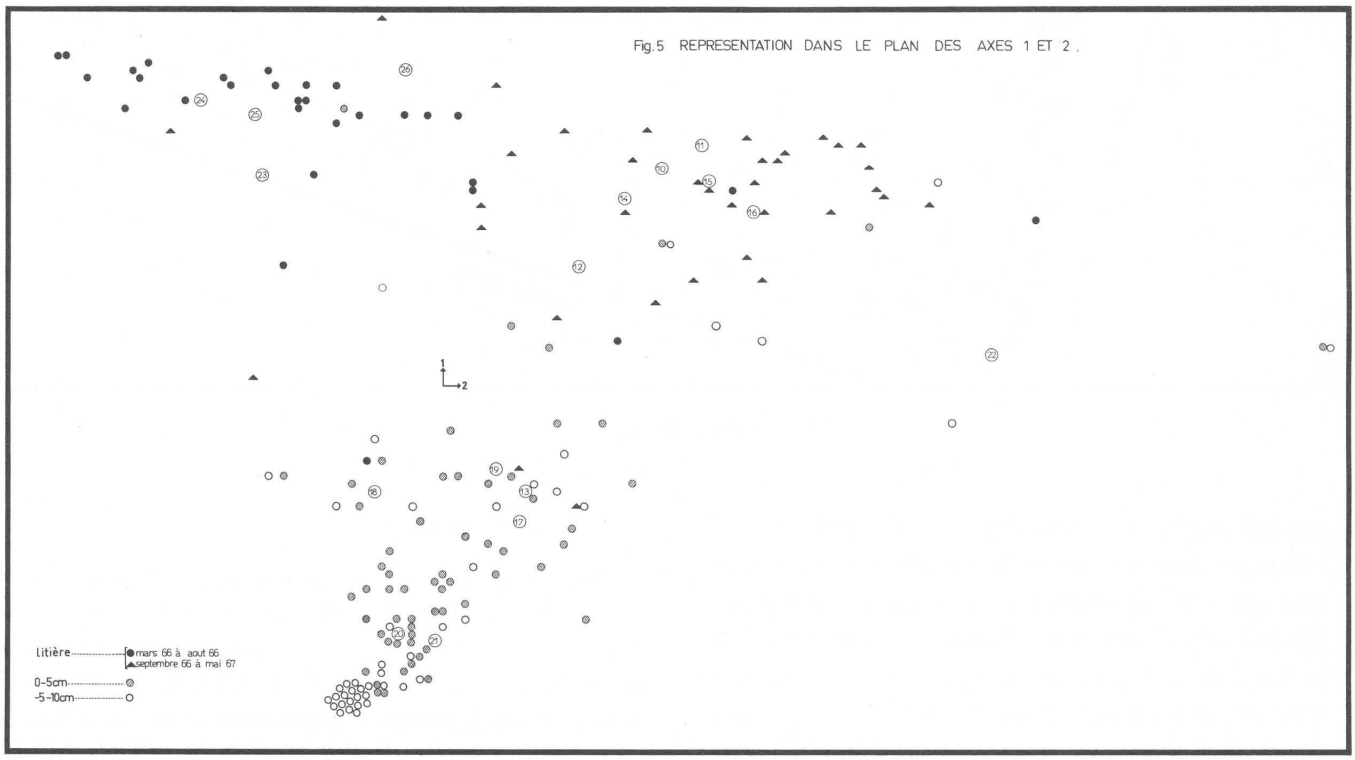

FIGURE 5

(25) *Leioseius bicolor* et (26) *Leioseius brevipilis;* la seconde, de septembre 1966 à mai 1967, est constituée par (10) *Epicrius canestrinii,* (11) *Holoparasitus sp.* (groupe *Pollicipatus*), (12) *Veigaia nemorensis,* (14) *Pergamasus crassipes,* (15) *Pergamasus norvegicus,* (16) *Pergamasus lapponicus.* (22) *Macrholaspis opacus,* bien que n'étant pas caractéristique de la litière, semble cependant fortement liée à la seconde population. Comme les mois de mars, avril et mai 1967 n'ont pas la même composition spécifique que les mêmes mois en 1966, il n'est pas possible d'affirmer qu'il s'agit là de variations saisonnières. Peut-être s'agit-il simplement d'un remplacement d'espèces indépendant du cycle des saisons. Seul un échantillonnage sur plusieurs années aurait permis de répondre à cette question.

V. Conclusions

L'analyse factorielle des correspondances permet de dégager la structure d'un ensemble de données, malgré une complexité apparente : en effet, les espèces étant pour la plupart peu fréquentes (à cause du phénomène d'aggrégation), les relevés paraissent à première vue très dissemblables. C'est pourquoi seule une telle méthode synthétique peut être utilisée pour dégager l'essentiel.

On a pu ainsi mettre en évidence l'existence de groupes d'espèces localisés à la fois dans le temps et dans l'espace. Il est remarquable que les variations qui se produisent au cours de l'année engagent plusieurs espèces en même temps et cela montre clairement l'importance des relations interspécifiques dans la compréhension de la dynamique des biocénoses.

Cependant, il s'agit ici d'un travail purement descriptif, car l'analyse factorielle ne peut être que descriptive. Le terrain est en quelque sorte dégagé pour des études ultérieures, où l'observation et l'expérimentation pourront seules permettre d'expliquer les phénomènes mis à jour dans ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

Bachelier (G.) et Combeau (A.), 1971. — Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré, in *Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré,* 253 pages, Paris, Editions du C.N.R.S.

Bauzon (D.), Rouiller (J.) et Bachelier (G.), 1967. — Caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols de la station R. C. P. 40 de la Forêt de Sénart et du Parc de Brunoy. Rev. Ecol. Biol. Sol, IV, 4, pp. 533-551.

Cordier (B.), 1965. — L'analyse factorielle des correspondances. *Thèse de 3e cycle,* Rennes.

Vannier (G.) et Cancela da Fonseca (J. P.), 1966. — L'échantillonnage de la microfaune du sol, *La Terre et la Vie,* **1**, p. 77-104.

Vannier (G.), 1970. — *Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol,* 319 pages, Paris, Editions du C.N.R.S.